两种散白蚁两性生殖与孤雌生殖胚胎发育比较研究

谈彦玲, 党玉蕾, 张宏贵, 郭晓慧, 严兴荣, 苏晓红, 邢连喜*

(西部资源生物与现代生物技术教育部重点实验室(西北大学), 陕西省秦岭珍稀濒危动物保育重点实验室(西北大学), 西北大学生命科学学院, 西安 710069)

摘要:【目的】探究散白蚁两性生殖胚胎和兼性孤雌生殖胚胎各自的发育特点。【方法】以黑胸散白蚁 *Reticulitermes chinensis* 和尖唇散白蚁 *R. aculabialis* 各自的受精卵(雌雄配对所产的卵)和未受精卵(雌雌配对所产的卵)为研究对象,采用激光共聚焦显微镜观测两种散白蚁的受精卵和未受精卵的卵裂状态,数码显微系统拍照观察卵的外部形态变化。【结果】黑胸散白蚁蚁后所产的受精卵和未受精卵在巢中均能进行卵裂,但是未受精卵在 24 和 48 h 时的卵核数无显著性差异,而受精卵卵核数在 24 和 48 h 时有显著性差异;15 d 时未受精卵的体积没有发生显著变化,而受精卵的体积显著性增大;15 - 20 d 时未受精的蚁卵死亡,而受精卵正常发育。尖唇散白蚁受精卵和未受精卵在相同的时间段内卵核数没有显著性差异,48 h 时的卵核数明显比 24 h 时多;第 10 天时受精卵长度和宽度发生显著性变化,同时体积也明显增大,而未受精卵在第 15 天时长度和宽度才开始发生显著性变化,同时体积也开始显著增大。【结论】具有兼性孤雌生殖能力的尖唇散白蚁,受精卵和未受精卵卵裂速度相同,但受精卵外形体积变化比未受精卵早。黑胸散白蚁未受精卵能继续进行卵裂,但发育异常,不能孵化;两种白蚁卵发育过程中卵的长度和宽度同时发生变化。黑胸散白蚁孤雌卵的卵裂特性可能是白蚁两性生殖向兼性孤雌生殖进化的过渡适应阶段。

关键词: 散白蚁; 黑胸散白蚁; 尖唇散白蚁; 胚胎发育; 孤雌生殖; 生殖进化; 卵裂

中图分类号: Q968 **文献标识码:** A **文章编号:** 0454-6296(2016)04-438-08

A comparative study of embryonic development between gamogenesis and parthenogenesis in two *Reticulitermes* termites (Isoptera: Rhinotermitidae)

TAN Yan-Ling, DANG Yu-Lei, ZHANG Hong-Gui, GUO Xiao-Hui, YAN Xing-Rong, SU Xiao-Hong, XING Lian-Xi* (Key Laboratory of Resource Biology and Biotechnology in Western China (Northwest University), Ministry of Education, Shaanxi Key Laboratory for Animal Conservation (Northwest University), College of Life Sciences, Northwest University, Xi'an 710069, China)

Abstract:【Aim】This study aims to explore the characteristics of embryonic development between gamogenesis and parthenogenesis in *Reticulitermes*.【Methods】Fertilized eggs (female-male paired eggs, FM eggs) and unfertilized eggs (female-female paired eggs, FF eggs) were used for observing egg cleavage in two termite species, *Reticulitermes chinensis* and *R. aculabialis*. We used laser scanning confocal microscope for egg cleavage observation and digital microscope for observing external morphology of eggs and embryos.【Results】Fertilized and unfertilized eggs from queens of *R. chinensis* could all cleave in the nest. Comparison between the nuclei of FF and FM eggs in 24 and 48 h revealed no significant difference in the number of nuclei for FF egg, but significant difference for FM egg. On the 15th day of egg development, no significant changes occurred in the volume of FF egg, whereas the volume of FM egg significantly increased. The FF eggs died on the 15th - 20th day, while the FM eggs were in normal development. There was no significant difference in the number of nuclei in the same

基金项目: 国家自然科学基金项目(31170363, 31370428)
作者简介: 谈彦玲, 女, 1985 年 6 月生, 甘肃兰州人, 硕士研究生, 研究方向为昆虫生理学, E-mail: 1433076373@qq.com

* 通讯作者 Corresponding author, E-mail: lxxing@nwu.edu.cn
收稿日期 Received: 2016-01-03; 接受日期 Accepted: 2016-03-03

period between the fertilized and unfertilized eggs of *R. aculabialis*, and the number of nuclei in 48 h was significantly more than that in 24 h. The length and width of the fertilized eggs significantly changed on the 10th day, with the volume significantly increasing at the same time. The increase of length, width and volume of unfertilized eggs, however, occurred on the 15th day. 【Conclusion】The fertilized eggs and unfertilized eggs of facultative parthenogenesis *R. aculabialis* have the same cleavage rate. But the change in the shape of the fertilized eggs is earlier than that of the unfertilized eggs. Unfertilized eggs of *R. chinensis* can cleave, but have abnormal development, and can not hatch in the end. The length and width of eggs of these two termite species change simultaneously in the same development stage. The cleavage characteristics of FF egg of *R. chinensis* may be a preadaptive stage from bisexual reproduction to facultative parthenogenesis in termite reproductive evolution.

Key words: *Reticulitermes*; *Reticulitermes chinensis*; *Reticulitermes aculabialis*; embryonic development; parthenogenesis; reproductive evolution; egg cleavage

有性生殖昆虫的成熟卵子从卵巢管排出后经过受精囊口时,精子从受精囊出来,通过卵孔钻入卵内,与卵核结合形成合核,合核开始分裂后就开启了胚胎发育过程。昆虫除正常的两性生殖外,很多类群都存在孤雌生殖现象(Matsuura *et al*., 2004; Lorenzo-Carballa and Cordero-Rivera, 2009; Masuko, 2014)。一般认为不论是昆虫的受精卵还是未受精卵在输卵管中时都终止于减数分裂 I 期的中期(Page and Orr-Weaver, 1997; Heifetz *et al*., 2001)。有性生殖昆虫的排卵、受精、卵的激活都发生在体内(Mahowald *et al*., 1983),当精子通过卵孔进入卵后,卵子被激活,卵继续发育(Kawamura, 2001)。而没有精子参与的孤雌生殖昆虫的卵母细胞由于排卵作用,激活了卵的发育(Page and Orr-Weaver, 1997; Heifetz *et al*., 2001)。没有孤雌生殖能力的昆虫未受精卵的卵核不超过 4 个(Doane, 1960; Sarashina *et al*., 2003)。

白蚁由于活动隐蔽,其胚胎发育不易观察,研究文献相对较少。Knower(1900)首次对里佩特象白蚁 *Nasutitermes rippertii* 胚胎的胚带和卵孔形态及位置进行了描述;Kawanishi(1975)对麻头堆砂白蚁 *Cryptotermes brevis* 的胚胎旋转变化进行了详细记述。Hu 和 Xu(2005)通过观察胚胎动态形态变化,将北美散白蚁 *Reticulitermes flavipes* 的胚胎发育划分为 6 个阶段:卵裂和囊胚的形成、胚盘和胚带的形成、伸长和分节、形成尾弯、旋转和闭合、孵化。Matsuura 和 Kobayashi(2007)对能进行孤雌生殖的栖北散白蚁 *Reticulitermes speratus* 的受精卵和未受精卵胚胎形态大小进行了比较。上述研究均未对两性生殖蚁卵和兼性孤雌生殖蚁卵胚胎发育过程中卵裂和各时期形态变化进行比较。

白蚁是最古老的社会性昆虫,也是重要的经济昆虫,了解白蚁胚胎发育对解释白蚁系统发育和进化及有效防治均有重要意义(Pansera-de-Araujo *et al*., 1999)。在近 3 000 种现生白蚁中,仅有少数白蚁能进行孤雌生殖(Vargo *et al*., 2012; 邢连喜等, 2013; Fougeyrollas *et al*., 2015),其中尖唇散白蚁是我国已知白蚁中唯一证实具有兼性孤雌生殖能力的种类(邢连喜等, 2013)。本文通过对黑胸散白蚁和尖唇散白蚁胚胎发育过程中雌雄交配后所产的两性受精卵(两性卵)(female-male paired eggs, FME)和雌性不经交配所产的孤雌未受精卵(孤雌卵)(female-female paired eggs, FFE)在发育各时期的形态(长度、宽度和体积)和胚胎早期卵裂进行观测,研究散白蚁两性生殖和兼性孤雌生殖胚胎的发育特点,为揭示白蚁的胚胎发生、发育机制提供依据。

1　材料和方法

1.1　供试昆虫

收集实验室饲养的黑胸散白蚁和尖唇散白蚁分飞成虫,根据第 7 腹板特征辨别雌雄,饲养于装有湿锯末的培养皿中,脱翅后完成各自的雌雄配对(FM)和雌雌配对(FF)。每种配对培养 100 组饲养于 20 mL 不透光塑料瓶中(内铺蒸馏水湿润的松树锯末为饲料,黑暗环境,温度 24 ± 1℃,湿度 95%),定期观察,成虫开始产卵后及时收集新产的第 1 批卵。收集的新卵粒与 6 龄以上的工蚁合养于 60 mm 的培养皿中,每皿放 10 粒卵,共 6 个重复。饲养环境与上述相同,食物为油松木块、脱脂棉和滤纸。卵与工蚁的数量比为 1∶5(Hu and Xu, 2005)。

1.2　卵外形观察

从产卵当天开始,按 0, 5, 10, 15, 20, 25 和 30 d 共 7 个时间段,进行拍照测量,由于存在拍照时卵

粒的损耗和卵本身受外界环境感染的问题，前 5 个时间段能取到 30 粒卵，而 25 和 30 d 的卵分别只取到 20 和 15 粒。为保证不影响卵的发育，取出的卵粒不经过漂洗和固定，用数码显微系统（Keyence, VHX-5000）快速拍照观察。拍照后的卵粒及时放入原培养皿中由工蚁继续照料，记录各时期卵的长宽度，计算卵体积 V（计算公式：$V=4\pi ab^2/3$，其中 a 为蚁卵长度，b 为蚁卵宽度）。

1.3 卵核染色

每日及时观察配对的白蚁，一旦发现白蚁正在产卵立即将所产的新卵粒收集，记录产卵时间，并及时将卵放入有潮湿滤纸和脱脂棉的培养皿中加入工蚁对其照料饲养，饲养环境同上。收集的卵粒饲养到 24 和 48 h 时分别及时取出，放入 1.5 mL 的离心管中，以改良的 Smith 固定液固定 24 h，PBS 缓冲液冲洗 3 次，10% 的 KOH 溶液浸泡 1 min 后 PBS 冲洗。用昆虫针在解剖镜（Leica ZOOM 2000）下剥除白蚁卵壳，PBS 缓冲液冲洗 3 次后储存于甲醇溶液中，4℃过夜。以甲醇配置的 0.2 μg/mL 的 DEPI 染液黑暗室温条件下染色 25 min，PBS 冲洗 3 次，每次 5 min（Tyler *et al.*, 2013），激光共聚焦显微镜（Olympus, FV1000）观察照相，用 Image Pro Plus 6.0 软件统计尖唇散白蚁和黑胸散白蚁每种卵 24 和 48 h时期的卵核数。由于白蚁每次产卵只有 1～2 粒，且产卵时间不定，观察白蚁产卵过程比较困难，所以尖唇散白蚁和黑胸散白蚁各自 24 和 48 h 的卵粒每一时期只观测到 6 粒。

1.4 数据统计与分析

实验数据以平均数 ± 标准差（*SD*）表示；应用 SPSS 19.0 统计学软件进行单因素方差分析，同种卵不同时期长、宽、体积参数和同时期黑胸散白蚁 FME 与尖唇散白蚁 FFE、FME 的卵核数采用 Tukey 氏 HSD 检验比较分析差异显著性，以 0.05 作为显著水平。黑胸散白蚁的两性卵和孤雌卵第 0 和 15 天的体积数据以及同种卵 24 和 48 h 卵核数据采用 *t* 检验比较分析差异显著性。

2 结果

2.1 两种散白蚁两性卵和孤雌卵外部形态

两种卵的形态为后端比前端稍钝的圆柱形，一侧外凸，刚产的卵很湿润，卵壳透明，浅象牙色。随着胚胎发育，卵壳表面出现黑色斑点，蚁卵外凸的一侧将来发育为胚胎的背面，凹陷的一侧发育为胚胎的腹面，尖唇散白蚁蚁卵长约 680 μm，宽约 330 μm，而黑胸散白蚁蚁卵长约 670 μm，宽约 310 μm，两种白蚁的蚁卵外形相似，但是刚产的尖唇散白蚁卵体积明显大于黑胸散白蚁卵（$P<0.05$）。同种白蚁两性卵和孤雌卵的外形无明显差别，都有卵孔，卵孔位于卵的后部，形成一个弧度，呈开放的漏斗形（图 1）。

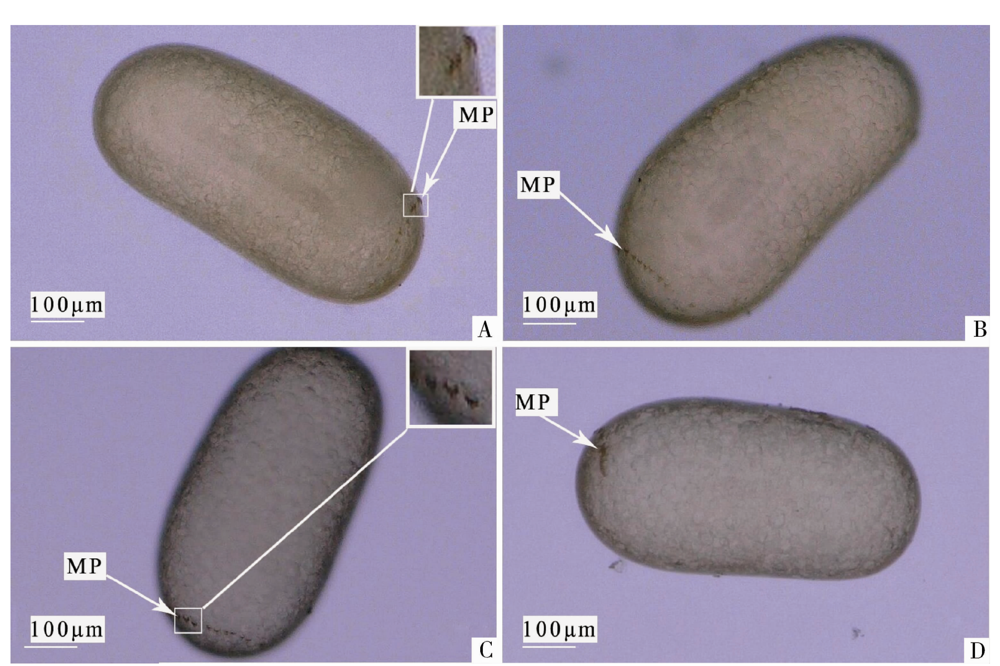


图 1 尖唇散白蚁和黑胸散白蚁卵的外部形态

Fig. 1 Egg morphology of *Reticulitermes aculabialis* and *R. chinensis*

A：尖唇散白蚁孤雌卵 Female-female paired egg (FFE) of *R. aculabialis*；B：尖唇散白蚁两性卵 Female-male paired egg (FME) of *R. aculabialis*；C：黑胸散白蚁孤雌卵 FFE of *R. chinensis*；D：黑胸散白蚁两性卵 FME of *R. chinensis*. MP：卵孔 Micropyle.

2.2　尖唇散白蚁两性卵和孤雌卵不同发育阶段长宽度变化

尖唇散白蚁 FFE 长度和宽度都是从第 15 天开始发生显著性变化，同时体积也发生显著性变化（$P<0.05$）。长度在第 15－25 天各阶段之间都存在显著性差异（$P<0.05$），宽度在第 10－20 天各阶段之间都存在显著性差异（$P<0.05$）。FME 从第 10 天开始长度和宽度同时发生显著性变化，同时体积也发生显著性变化（$P<0.05$），长度在第 15－25 天各阶段之间都存在显著性差异，宽度在第 5－15 天各阶段之间都存在显著性差异（$P<0.05$）（图 2）。同批收集的尖唇散白蚁两种蚁卵的长度和宽度在发育阶段的中期都同时发生显著变化，卵在进行伸长的同时也在变宽。

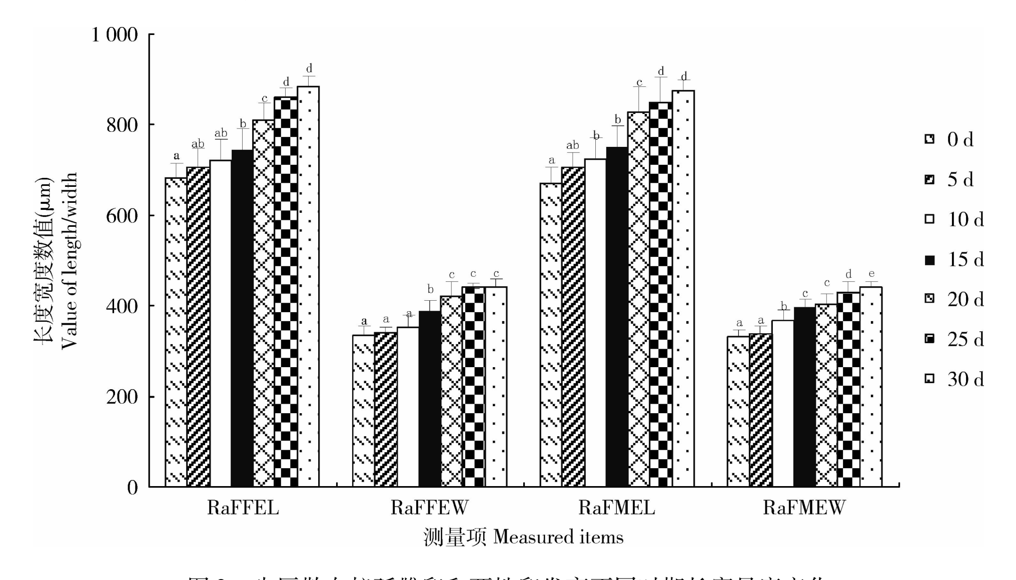


图 2　尖唇散白蚁孤雌卵和两性卵发育不同时期长宽量度变化

Fig. 2　Length and width of female-male paired egg (FME) and female-female paired egg (FFE) in different stages of embryonic development of *Reticulitermes aculabialis*

数据为平均值 ± 标准差；柱上不同小写字母表示 FFE 和 FME 各时期长、宽的差异显著（ANOVA Tukey HSD 法，$P<0.05$）；图 3 同。Data are means ± *SD*. Different letters above bars indicate significant differences in length and width of female-male paired egg and female-female paired egg of different developmental stages ($P<0.05$) by ANOVA Tukey HSD test. The same for Fig. 3. RaFFEL：尖唇散白蚁孤雌卵长度 FFE length of *R. aculabialis*；RaFFEW：尖唇散白蚁孤雌卵宽度 FFE width of *R. aculabialis*；RaFMEL：尖唇散白蚁两性卵长度 FME length of *R. aculabialis*；RaFMEW：尖唇散白蚁两性卵宽度 FME width of *R. aculabialis*.

2.3　黑胸散白蚁两性卵和孤雌卵不同发育阶段长宽度变化

黑胸散白蚁 FFE 长度在第 5 天开始发生明显变化（$P<0.05$）；宽度在第 10 天开始发生明显变化（$P<0.05$），0－5 d 的长度以及 5－10 d 的宽度存在显著性差异。FFE 在第 15 天时体积增长不明显（$P>0.05$），第 20 天时在培养皿中收集不到白蚁卵，说明白蚁卵在 15－20 天时死亡消失。FME 长度和宽度都是从第 15 天开始发生显著性变化，同时体积也开始发生显著性变化（$P<0.05$），长度和宽度在 10－15 d 都存在显著性差异（$P<0.05$）。同时间收集的同批黑胸散白蚁受精卵的长度和宽度也是在发育的中期阶段同时开始发生显著变化（图 3）。

2.4　两种散白蚁胚胎发育状态

新产的尖唇散白蚁卵体积明显大于黑胸散白蚁卵体积，具有显著性差异（$P<0.05$），而它们各自的两种卵体积之间没有显著性差异（$P>0.05$）。尖唇散白蚁 FME 体积第 0－5 天，FFE 体积第 0－10 天，以及黑胸散白蚁 FME 体积第 0－10 天均没有显著性差异，该阶段卵的外形没有显著变化，显示卵内主要进行卵裂和形成胚盘以及胚带（图 4：B，C，D，F，G 和 H）。黑胸散白蚁两种卵的体积第 15 天时存在显著性差异（$t=-3.59$，$df=22$，$P=0.002$），孤雌卵没有观测到有胚带形成且外形已萎缩变形，而黑胸散白蚁 FME、尖唇散白蚁 FME 和 FFE 都能看见胚带延伸的状态（图 4：I，J，K 和 L）。尖唇散白蚁 FME 第 10－25 天、FFE 第 10－25 天，黑胸散白蚁 FME 第 10－25 天时各阶段之间体积变化明显，主要进行胚胎组织生长，可以看到胚胎附肢。第 20 天时，头、胸、腹部分节上的附器发育形成，胚胎发生了第 1 次转动。第 25 天时，胚胎完成第 2 次转动，胚胎头部位于前极，尾部位于后极，附肢明显。第

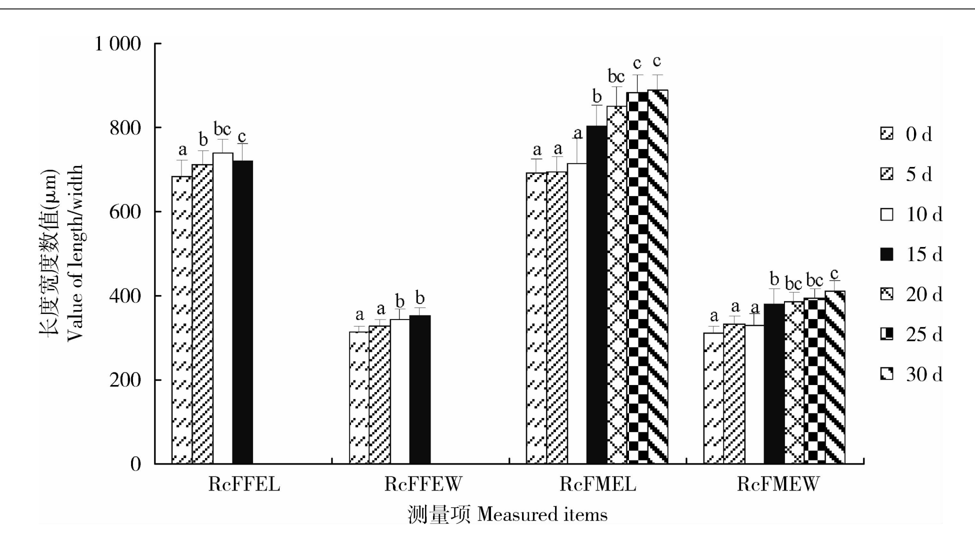


图 3 黑胸散白蚁孤雌卵和两性卵发育不同时期长宽量度变化

Fig. 3 Length and width of female-male paired egg (FME) and female-female paired egg (FFE) in different stages of embryonic development of *Reticulitermes chinensis*

RcFFEL：黑胸散白蚁孤雌卵长度 FFE length of *R. chinensis*；RcFFEW：黑胸散白蚁孤雌卵宽度 FFE width of *R. chinensis*；RcFMEL：黑胸散白蚁两性卵长度 FME length of *R. chinensis*；RcFMEW：黑胸散白蚁两性卵宽度 FME width of *R. chinensis*.

图 4 黑胸散白蚁和尖唇散白蚁两性卵和孤雌卵 5 – 15 d 时的发育状态

Fig. 4 Embryonic development of female-female paired egg (FFE) and female-male paired egg (FME) of *Reticulitermes chinensis* and *R. aculabialis* in 5 – 15 days

A, E, I：黑胸散白蚁孤雌卵 FFE of *R. chinensis*；B, F, J：黑胸散白蚁两性卵 FME of *R. chinensis*；C, G, K：尖唇散白蚁孤雌卵 FFE of *R. aculabialis*；D, H, L：尖唇散白蚁两性卵 FME of *R. aculabialis*；GB：胚带 Germ band.

30 天时黑胸散白蚁 FME 幼蚁头部的刚毛已经刺破卵壳，而尖唇散白蚁 FFE 和 FME 还没有观察到此现象。第 25 – 30 天尖唇散白蚁和黑胸散白蚁各自蚁卵的发育体积变化都没有显著性差异，该时期已基本完成胚胎生长，只在进行内部器官的成熟发育，为胚胎孵出卵壳做准备。

2.5　两种散白蚁两性卵和孤雌卵同时期卵裂的卵核数观察

黑胸散白蚁 FFE 与 FME 在产出后 24 h 的卵核数具有显著性差异（$P<0.05$），48 h 的卵核数也具有显著差异（$P<0.05$）。而在 24 和 48 h 的 FFE 的卵核数之间没有显著性差异（$P>0.05$）（图 5）。尖唇散白蚁 FFE 和 FME 产出后 24 和 48 h 卵核正常分裂，不同时期卵核数有差异性而同时期卵核数没有明显差异。24 和 48 h 同时期的黑胸散白蚁 FME 与尖唇散白蚁 FFE、FME 的卵核数没有显著性差异（$P>0.05$）（图 5），黑胸散白蚁的 FFE 在初期也发生了核分裂，但是在产卵后 24－48 h 之间卵核数没有明显增加，卵核聚集不规则，卵核分裂不正常，卵裂停滞（图 6：A）。而 FME 卵核分裂清晰正常（图 6：B）。尖唇散白蚁 FFE 和 FME 产卵后 48 h 卵裂速度相同（图 5；图 6：C，D）。

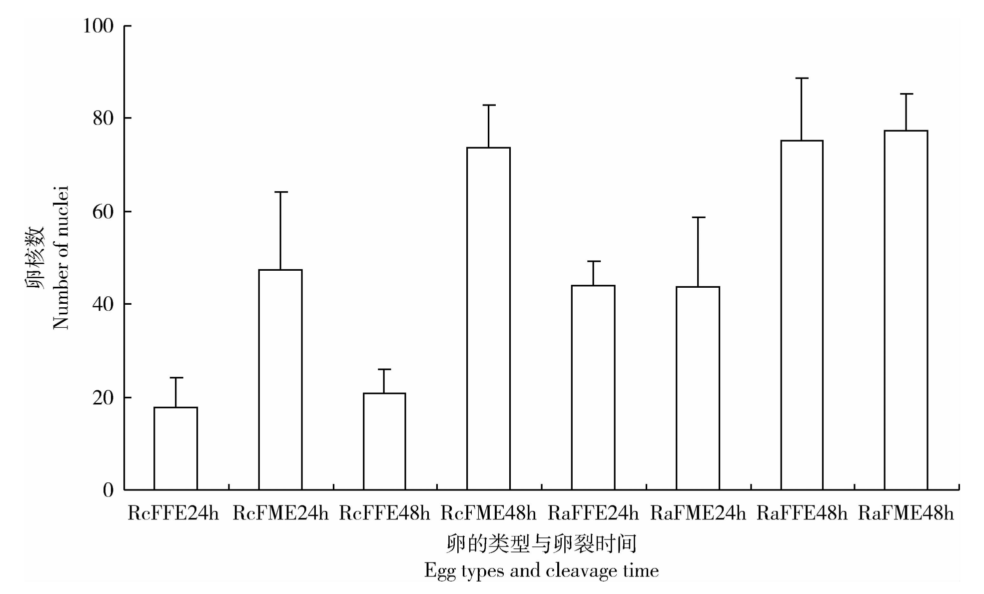


图 5　黑胸散白蚁和尖唇散白蚁产卵后 24 和 48 h 各自两性卵和孤雌卵卵核数

Fig. 5　Number of egg nuclei in female-male paired egg (FME) and female-female paired egg (FFE) of *Reticulitermes chinensis* and *R. aculabialis* at 24 and 48 h after oviposition

每一时期观测 6 枚卵，图中数据为平均数 ± 标准差。Six eggs were used for observation. Data are means ± *SD*.

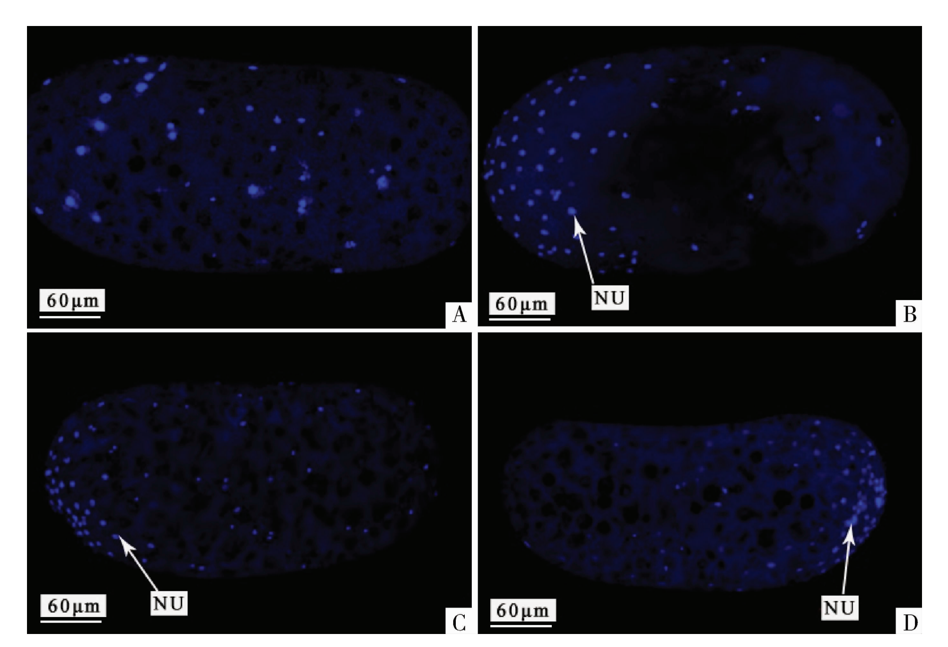


图 6　黑胸散白蚁和尖唇散白蚁产卵后 48 h 孤雌卵和两性卵卵裂情况

Fig. 6　Cleavage of female-female paired egg (FFE) and female-male paired egg (FME) of *Reticulitermes chinensis* and *R. aculabialis* at 48 h after oviposition

A：黑胸散白蚁 FFE 卵核 38 个 38 nuclei of *R. chinensis* FFE；B：黑胸散白蚁 FME 卵核 80 个 80 nuclei of *R. chinensis* FME；C：尖唇散白蚁 FFE 卵核 78 个 78 nuclei of *R. aculabialis* FFE；D：尖唇散白蚁 FME 卵核 78 个 78 nuclei of *R. aculabialis* FME；NU：卵核 Nucleus.

3 讨论

白蚁属于典型的短胚芽型胚胎发育类型，胚盘的主要成分形成胚胎的前头区，胚胎伸长时仅在尾端以自前向后的顺序增生体节。美洲散白蚁 *R. flavipes* 胚胎发育动态过程中前期长度增长较快，后期宽度增长较快（Hu and Xu, 2005）。我们的研究显示，尖唇散白蚁 FFE, FME 和黑胸散白蚁 FME 的发育都是长度和宽度在中期增长较快，卵的长度和宽度同时发生变化，这可能与白蚁种类有关。日本具有孤雌生殖能力的栖北散蚁刚产的 FFE 比 FME 大(Matsuura and Kobayashi, 2007)，尖唇散白蚁刚产的 FFE 与 FME 体积没有显著性差异，两种卵产后 24 和 48 h 的卵裂情况没有显著性差异。自然条件下白蚁长翅成虫经过分飞、配对、建巢、交配并产生子代个体，从而成为新建巢群的原始蚁后和蚁王（Vargo *et al*., 2012），成虫交配发生在安全的巢内，从羽化到分飞筑巢之前不会发生交配行为(Dean and Gold, 2004; Ye *et al*., 2009)。本研究无论 FF 组还是 FM 组配对均在成虫羽化脱翅后立即进行配对饲养，因此，保证了成虫在配对前不会发生交配行为，所收集到的白蚁卵均符合实验要求。生物通过环境改变产生新功能需要经历预适应(Koehl, 1996)，目前仅有少数白蚁能够进行孤雌生殖，可以认为孤雌生殖是白蚁生殖进化过程中的新功能，因此经历预适应是形成孤雌生殖的重要条件。日本学者通过对 6 种散白蚁(*R. speratus*, *R. kanmonensis*, *R. amamianus*, *R. miyatakei*, *R. okinawanus* 和 *R. yaeyamanus*)雌雌配对研究发现，除具有孤雌生殖能力的日本栖北散白蚁的未受精卵能正常发育外，其他 5 种散白蚁虽然能成功建巢产卵，但是所产的未受精卵均不能正常发育，并认为雌雌配对成虫能够建巢和能产生未受精的卵是白蚁从两性生殖向兼性孤雌生殖进化过程中的预适应行为(Kawatsu and Matsuura, 2012)。另外通过体外诱导发现，多种昆虫的未受精卵能够在体外诱导激活，而这些昆虫在自然条件下都具有孤雌生殖能力(Stalker, 1954; Went, 1982; Mahowald *et al*., 1983)。而且偶发性孤雌生殖中，雌性产出的未受精卵偶尔也能发育成新个体，通常只有很少的一部分未受精卵能形成正常合子继续发育(Simon *et al*., 2003)。我们的研究结果显示，黑胸散白蚁 2 头雌性成虫不但能建巢，还能产生未受精卵，所产的未受精卵能自发进行卵裂，这又向孤雌生殖迈进了一步。在野外自然条件下黑胸散白蚁的未受精卵也可能继续正常卵裂并存在孤雌生殖现象，或者至少可以认为黑胸散白蚁正处在从单一的两性生殖向兼性孤雌生殖进化的过渡期。

参考文献（References）

Dean SR, Gold RE, 2004. Sex ratios and development of the reproductive system in castes of *Reticulitermes flavipes* (Kollar) (Isoptera: Rhinotermitidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 97(1): 147-152.

Doane W, 1960. Completion of meiosis in uninseminated eggs of *Drosophila melanogaster*. *Science*, 132(3428): 677-678.

Fougeyrollas R, Dolejšová K, Sillam-Dussès D, Roy V, Poteaux C, Hanus R, Roisin Y, 2015. Asexual queen succession in the higher termite *Embiratermes neotenicus*. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.*, 282 (1809): 20150260.

Heifetz Y, Yu J, Wolfner MF, 2001. Ovulation triggers activation of *Drosophila* oocytes. *Dev. Biol.*, 234(2): 416-424.

Hu XP, Xu Y, 2005. Morphological embryonic development of the eastern subterranean termite, *Reticulitermes flavipes* (Isoptera: Rhinotermitidae). *Sociobiology*, 45(3): 573-586.

Kawamura N, 2001. Fertilization and the first cleavage mitosis in insects. *Dev. Growth Differ.*, 43(4): 343-349.

Kawanishi CY, 1975. Embryonic development of the drywood termite, *Cryptotermes brevis*. Hawaii Agricultural Experiment Station, University of Hawaii. Technical Bulletin No. 95. 1-36.

Kawatsu K, Matsuura K, 2012. Preadaptation for parthenogenetic colony foundation in subterranean termites *Reticulitermes* spp. (Isoptera: Rhinotermitidae). *J. Ethol.*, 31(2): 123-128.

Knower HM, 1900. The embryology of a termite. *J. Morph.*, 16(3): 505-568.

Koehl MAR, 1996. When does morphology matter? *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 27: 501-542.

Lorenzo-Carballa MO, Cordero-Rivera A, 2009. Thelytokous parthenogenesis in the damselfly *Ischnura hastata* (Odonata: Coenagrionidae): genetic mechanisms and lack of bacterial infection. *Heredity*, 103(5): 377-384.

Mahowald AP, Goralski TJ, Caulton JH, 1983. In vitro activation of *Drosophila* eggs. *Dev. Biol.*, 98(2): 437-445.

Masuko K, 2014. Thelytokous parthenogenesis in the ant *Myrmecina nipponica* (Hymenoptera: Formicidae). *Zool. Sci.*, 31(9): 582-586.

Matsuura K, Fujimoto M, Goka K, 2004. Sexual and asexual colony foundation and the mechanism of facultative parthenogenesis in the termite *Reticulitermes speratus* (Isoptera: Rhinotermitidae). *Insect. Soc.*, 51(4): 325-332.

Matsuura K, Kobayashi N, 2007. Size, hatching rate, and hatching period of sexually and asexually produced eggs in the facultatively parthenogenetic termite *Reticulitermes speratus* (Isoptera: Rhinotermitidae). *Appl. Entomol. Zool.*, 42(2): 241-246.

Page AW, Orr-Weaver TL, 1997. Activation of the meiotic divisions in *Drosophila* oocytes. *Dev. Biol.*, 183(2): 195-207.

Pansera-de-Araujo MCG, Da Cruz IBM, Oliveira AK, 1999. Characterization and biological properties of embryonic stages of four Noctuidae (Lepidoptera). *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 92 (1): 130－138.

Sarashina I, Shinmyo Y, Hirose A, Miyawaki K, Mito T, Ohuchi H, Horio T, Noji S, 2003. Hypotonic buffer induces meiosis and formation of anucleate cytoplasmic islands in the egg of the two-spotted cricket *Gryllus bimaculatus*. *Dev. Growth Differ.*, 45 (2): 103－112.

Simon JC, Delmotte F, Rispe C, Crease T, 2003. Phylogenetic relationships between parthenogens and their sexual relatives: the possible routes to parthenogenesis in animals. *Biol. J. Linn. Soc.*, 79(1): 151－163.

Stalker HD, 1954. Parthenogenesis in *Drosophila*. *Genetics*, 39(1): 4.

Tyler F, Rodríguez-Muñoz R, Tregenza T, 2013. Fertilisation and early developmental barriers to hybridisation in field crickets. *BMC Evol. Biol.*, 13(1): 43.

Vargo EL, Labadie PE, Matsuura K, 2012. Asexual queen succession in the subterranean termite *Reticulitermes virginicus*. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.*, 279(1729): 813－819.

Went DF, 1982. Egg activation and parthenogenetic reproduction in insects. *Biol. Rev.*, 57(2): 319－344.

Xing LX, Liu MH, Kong XH, Liu X, Su XH, Yin LF, Tan JL, 2013. Parthenogenetic reproductive behavior and initial colony foundation in the termite, *Reticulitermes aculabialis*. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 50(6): 1671－1678. [邢连喜, 刘明花, 孔小红, 刘晓, 苏晓红, 阴灵芳, 谭江丽, 2013. 尖唇散白蚁的孤雌生殖行为及初建群体研究. 应用昆虫学报, 50(6): 1671－1678]

Ye Y, Jones SC, Ammar ED, 2009. Reproductive characteristics of imagos of *Reticulitermes flavipes* (Isoptera: Rhinotermitidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 102(5): 889－894.

（责任编辑：赵利辉）